



Le **Auxine** sono i **fitormoni** che presiedono i processi che guidano la **crescita** e lo **sviluppo** degli organismi vegetali, oltre ad essere gli ormoni più abbondanti presenti nelle piante. Tutte le auxine naturali e sintetiche sono strutturalmente simili all'acido indol-3-acetico, la molecola madre di questa classe di fitormoni. L'**acido indol3acetico o indolacetico**,

IAA, è un acido carbossilico (funzione acida) contenente un gruppo indolico, un sistema eterociclico composto da un anello benzenico e un anello pirrolico. Tutte le molecole ad azione auxinica condividono con l'IAA necessariamente almeno tre caratteristiche strutturali:

- un anello benzenico o un sistema ad anello con almeno un doppio legame
- una o più catene laterali adiacenti ai doppi legami dell'anello
- una distanza di 0,5nm tra l'anello (carica frazionaria positiva) e la funzione carbossilica (carica negativa)

L'auxina è stato il primo fitormone ad essere stato scoperto.

La storia della sua identificazione chimica e fisiologica inizia nel 1881, quando, **Darwin** ed il figlio pubblicarono le proprie ricerche sul fototropismo delle piante con il libro: "*The power of movement in plants*". Nell'opera si riferiscono di alcune osservazioni sullo sviluppo delle piante coltivate in particolari condizioni di esposizione alla luce. Le piante lasciate crescere vicino a delle fonti di luce direzionalizzate provoca l'inclinazione del germoglio verso le stesse. Coprendo con un involucro l'apice del **coleottille** il germoglietto, tuttavia, la crescita fototropica è inibita. Il ripiegamento del germoglio verso le fonti luminose avviene solo se l'apice del germoglio non viene coperto. L'ipotesi di Darwin fu che, nella regione dell'apice del germoglio, dovesse essere prodotto un segnale di crescita capace di influenzare l'accrescimento dell'intero organismo. L'ipotesi fu definitivamente confermata da **Frits Went**, nel 1926, attraverso un elegante esperimento condotto su Avena sativa. Recidendo gli apici del coleottille e ponendoli su un substrato di gelatina, Went mise appunto un saggio di ripiegamento dei germogli. La sostanza presente nel coleottille, l'auxina, diffonde sulla gelatina. Se a questo punto un blocchetto di gelatina viene legato sull'apice di un coleottille reciso, si può osservare l'allungamento del coleottille nei soli punti di contatto con il blocchetto. L'esperimento mise in luce, non solo l'effettiva presenza di una sostanza segnale negli apici del germoglio, ma anche che la sua diffusione influenza la crescita della zona di applicazione.

Alla sostanza venne perciò dato il nome di auxina, dal greco auxein, crescere, e nel 1931, Haagen e Thirmann, ne chiarirono la natura chimica.

Oggi sappiamo che l'auxina viene prodotta nei tessuti in rapida divisione ed accrescimento. Sebbene tutti i tessuti vegetali siano in grado di biosintetizzare auxine, la produzione primaria di queste biomolecole riguarda i meristemi apicali del germoglio e le foglie in via di sviluppo, siti dai quali, il fitormone viene trasportato a tutta la pianta in maniera basipeta. Anche frutti in sviluppo e i semi sono organi ricchi di auxina, anche se non è ancora chiaro se la sua origine sia d'accumulo o di neosintesi. Inoltre, è necessario sottolineare, che la maggior parte delle cellule vegetali sono in grado di accumulare piccole quantità di auxina che in risposta agli stimoli ambientali, possono essere enzimaticamente degradate per garantire una rapida risposta fisiologica.

Biosintesi delle Auxine

La biosintesi dei composti auxinici segue diverse vie essendo strutturalmente imparentati con l'amminoacido triptofano e relativi precursori. Nelle piante, batteri e funghi, esistono due principali pathway biosintetici: la **via triptofano-dipendente** e quella **triptofano-indipendente**. La via biosintetica triptofano-dipendente è quella meglio compresa, presente in piante e batteri, procede secondo le reazioni:

- transaminazione del Trp in acido indol-3-piruvico (IPA)
- decarbossilazione dell'IPA ad indol-3-acetaldeide
- ossidazione dell'indol-3-acetaldeide ad acido indolico (IAA)

La degradazione dei composti auxinici, invece, segue vie biochimiche ossidanti, in particolare per ciò che riguarda la funzione indolica. Ad oggi si ritiene che la maggior parte dell'AAI libero sia prodotto negli apici e provenga dalla degradazione dei coniugati dell'auxina. Il metabolismo dei coniugati è il principale fattore di regolazione delle concentrazioni di auxina libera. Ad esempio, l'acido indol-3-butirrico e i suoi coniugati, concorrono alla formazione del pool di riserva dei composti auxinici. Gli esteri di IBA coniugati ad amminoacidi e glucosidi sono usati per liberare IBA, tramite idrolisi, che a sua volta è convertita in IAA tramite ossidazione perossisomiale β .

Trasporto delle Auxine

I recettori per le auxine sono distribuiti sia sulla membrana plasmatica che sul RE. Le ABPs, o "auxin binding protein" sono i recettori di membrana. Il legame ABP/IAA è correlato all'attività delle pompe protoniche ATPasiche e dunque alla crescita acida.

I recettori intracellulari AXR, sono invece coinvolti nel signaling degradativo delle proteine AUX, repressori dei fattori trascrizionali ARF, i regolatori dei geni coinvolti nella risposta ormonale auxinica. Un'altra importante classe proteica a cui è legata l'attività delle auxine sono le PIN, i carrier di efflusso delle auxine. Le PIN1 sono legate all'efflusso verticale, PIN3 a quello laterale. Gli esperimenti con auxina marcata dimostrano che il trasporto dell'auxina è un **trasporto polarizzato**.

Questa è trasportata per via transmembrana dai siti di sintesi primaria, apice del germoglio e foglie giovani, verso la radice, contribuendo così a formare un gradiente decrescente, apice-base, dell'ormone nella pianta, gravitazionalmente indipendente. Il trasporto polare dell'auxina si realizza soprattutto a carico dei tessuti parenchimatici vascolari e non. Diversamente, l'auxina può essere trasportata secondo un movimento non polare attraverso il floema, per garantirne il riflusso quando è necessario. Per convenzione il verso del trasporto nel germoglio e nella radice sono definiti in relazione alla posizione della giunzione fusto/radice. Vengono chiamati basipeti i movimenti in direzione della giunzione; sono acropeti quelli in direzione opposta. Per questo motivo, secondo la polarità del trasporto, il trasporto dell'auxina è basipeto nel germoglio, e acropeto nella radice.

Il movimento polare dell'auxina si realizza secondo accoppiamento chemiosmotico.

L'auxina entra nelle cellule passivamente (IAAH) o contro gradiente grazie all'attività di un cotrasportatore IAA-/H⁺ secondo un meccanismo di cotrasporto secondario (sfrutta l'energia che si forma dalla dissipazione di FMP). Il suo efflusso avviene poi passivamente attraverso le PNI e si realizza sul versante cellulare opposto a quello dell'assorbimento. I recettori per le auxine sono distribuiti sia sulla membrana plasmatica che sul RE.

Meccanismo d'azione

L'effetto citologico primario che l'auxina produce nelle cellule bersaglio è la distensione cellulare. Questa è piegata dall'ipotesi dell'accrescimento acido. Il **legame IAA/ABP** stimola l'azione delle **pompe protoniche ATPasiche**, con conseguente alcalinizzazione del citosol ed acidificazione dell'apoplasto. L'evento di acidificazione dell'apoplasto aumenta l'efficienza con cui l'IAA viene assorbito, ed attiva gli enzimi degradativi delle pareti cellulari, tra cui le **estensine**.

L'indebolimento delle pareti cellulari abbassa il potenziale idrico della cellula che, richiamando acqua, per tutta risposta, aumentano la pressione di turgore.

Macroscopicamente, quindi, la cellula si gonfia, si distende, aumentando di volume. L'auxina, quindi, controlla l'**accrescimento acido** attraverso l'attività delle pompe

H⁺ATPasiche, secondo una via di signaling non ancora ben compresa. Sebbene, dunque, tutta la via di trasduzione del segnale dei composti auxinici non è ancora chiara, sono state proposte due ipotesi complementari che riguardano il suo meccanismo d'azione:

1) il legame IAA/ABP scatena una cascata di reazioni che culminano con l'aumento della velocità d'estrusione protonica delle pompe H⁺/ATP preesistenti, o con la loro attivazione

2) il legame tra IAA e i suoi recettori intercellulari promuovo, attraverso una complessa serie di reazioni di trasduzione del segnale, la sintesi di nuove pompe H⁺/ATP.

Dunque, anche se la via di trasduzione del segnale auxinico dev'essere ancora chiarito, **la risposta citologica all'ormone è la distensione cellulare, che avviene grazie all'acidificazione dell'apoplasto e conseguente riorganizzazione della parete cellulare.**

A riprova di ciò:

- la somministrazione di tamponi acidi a livello della parete, promuove l'accrescimento a breve termine della cellula
- la crescita indotta da auxina e l'andamento della velocità di estrusione protonica sono parametri riconfrontabili
- Se si somministra un tampone neutro a livello della parete, viene inibito l'accrescimento indotto da auxina
- I composti che stimolano l'estrusione protonica, la fusicocchina ad esempio, (fitotossina micotica) stimolano la distensione cellulare
- gli enzimi degradativi e rimodellanti delle pareti, le espansine ad esempio, (funzione xiloglicano transglicolasi), hanno un pH ottimale acido.

Effetti fisiologici

L'auxina, stimolando la distensione cellulare, produce numerosi effetti sulla fisiologia della pianta. La morfologia e i piani di sviluppo vegetali sono governati dalla regolazione e canalizzazione polare dei flussi di auxina. Per questo motivo l'ormone è coinvolto in tutti i processi di sviluppo e tropismo.

NB: La concentrazione ottimale di auxina per l'accrescimento per distensione è compreso tra i 10⁻⁵ e 10⁻⁶ M. Concentrazioni sopra ottimali di IAA possono in realtà inibire l'accrescimento. Questo effetto è di solito attribuito alla produzione indotta

dall'auxina dell'ormone vegetale [etilene](#), il quale sopprime la crescita per distensione.

Fototropismo

Le piante tendono a crescere in direzione della luce. Tale comportamento, detto fototropismo, porta la pianta a curvarsi, se necessario, verso le fonti di luce direzionali. Questa ricerca della luce, da parte della pianta, ha come effetto quello di una **crescita differenziale dei tessuti**. In poche parole, quando le piante sono lasciate esposte ad una illuminazione direzionale, i tessuti presenti nella zona d'ombra vengono stimolati nell'accrescimento, ottenendo l'effetto macroscopico dell'incurvamento verso la zona di luce. Molecolarmente, il fenomeno è sostenuto dalle fototropine e dalle auxine. Le fototropine sono delle proteine chinasi autofosforilanti, la cui attività è stimolata dalla luce blu. All'esposizione luminosa, le fototropine fosforilano creando un gradiente di fosforilazione decrescente verso la zona d'ombra. Tale gradiente induce il richiamo e la diffusione laterale dell'auxina verso la zona d'ombra, regione in cui stimolerà l'accrescimento cellulare. L'accrescimento differenziale che ne risulta porta alla curvatura dei tessuti verso la luce.

Gravitropismo

Le piante crescono orientando il proprio asse secondo la direzione (e non il verso!) del vettore gravità. Se si lascia cadere un vaso di piante a terra, ad esempio, si può constatare che dopo un certo periodo di tempo la pianta tende a riallineare il proprio asse corporeo in posizione verticale. L'effetto macroscopico è il ricurvamento della pianta verso l'alto, anche in questo caso, è indotto da una crescita differenziale dei propri tessuti, sotto il controllo regolato dell'auxina. Secondo l'ipotesi dell'amido-statolite, la pianta percepisce lo stimolo gravitropico attraverso la sedimentazione degli amiloplasti dentro le cosiddette cellule statocistiche. Tale ipotesi trova numerose conferme empiriche, ma vi sono prove che suggeriscono, attraverso lo studio della risposta gravitropica residua in mutanti carenti d'amido, che le cellule possono usare anche i propri nuclei o altri organuli densi a mo' di statoliti. Ad ogni modo, la sedimentazione delle statoliti molecolari, indica alla pianta la direzione del vettore gravità. In particolare, i tessuti vegetali implicati maggiormente in questa percezione dello stimolo gravitropico sono la guaina amilifera nel germoglio e la cuffia, che contiene vere e proprie cellule della columella, nella radice. Quando le cellule coinvolte nella percezione della gravità rilevano che l'asse della radice o quello del fusto sono fuori allineamento rispetto al vettore di gravità, i meccanismi di trasduzione del segnale che coinvolgono i secondi messaggeri trasmettono questa informazione per dare inizio ad una crescita

differenziata correlata. L'accrescimento differenziale dei tessuti è ovviamente legato all'azione dell'auxina. Nel germoglio il segnale è prodotto dall'acidificazione dell'apoplasto. Nella radice, invece, l'accrescimento è guidato da un gradiente decrescente di auxina. Nei tessuti non impegnati nell'incurvamento, viene **accumulata una quantità di auxina sovraottimale**, cioè autoinibente per il processo di accrescimento.

Dominanza apicale

Nella maggior parte delle piante superiori la gemma apicale in accrescimento inibisce, in diversa misura, l'accrescimento delle gemme laterali per un fenomeno definito dominanza apicale. La decapitazione del germoglio apicale ha di solito come risultato la crescita di una o più gemme laterali. La dominanza apicale è causata dal movimento dell'auxina dall'apice verso il basso, e dall'attività dei recettori per le auxine nello xilema e sclerenchima. Il primo modello dell'inibizione della crescita delle gemme laterali fu quello proposto da Thimann e Skoog. Il modello si basa sull'ipotesi che è l'auxina prodotta dalla gemma apicale e trasportata alle gemme laterali ad inibire la crescita di queste ultime che sarebbero maggiormente sensibili del fusto alla concentrazione di auxina. Pertanto, se il modello fosse corretto, dopo la decapitazione dell'apice dovrebbe diminuire la concentrazione di auxina nelle gemme ascellari, mentre è vero il contrario. Nel tempo si è fatta strada l'idea che l'inibizione non implica l'aumento diretto della concentrazione dell'ormone nelle gemme laterali ma a livello periferico. In altre parole l'auxina non entrerebbe in tali gemme ma agirebbe da lontano e precisamente dallo xilema del fusto. A queste conclusioni si è giunti attraverso studi su mutante *axr1* di *Arabidopsis*. Questo presenta una ramificazione esagerata, perdita della dominanza apicale ed incapacità a rispondere all'auxina. Il mutante *axr1* manca della proteina AXR1 (membro della famiglia AUX/IAA) necessaria durante il signaling dell'auxina per attivare l'ubiquitina. Se il mutante era trasformato facendo esprimere il gene *axr1* wild type soltanto nelle cellule dei tessuti del fusto, si recuperava del tutto la dominanza apicale.

L'auxina promuove lo sviluppo dei frutti

La formazione della fragola, un [falso frutto](#), è regolata dalla liberazione di auxina dai semi, contenuti negli acheni. Se gli acheni sono rimossi il falso frutto non si sviluppa. In orticoltura le auxine sintetiche sono perciò sfruttate per lo sviluppo dei frutti partenocarpici.

Alte concentrazioni di auxina promuovono la formazione di radici laterali ed avventizie

Sebbene la crescita per distensione della radice primaria sia inibita da concentrazioni di auxina superiore a $10^{-8}M$ (all'apice della radice risiede infatti il centro di quiescenza), alte concentrazioni di auxina stimolano la formazione di radici laterali ed avventizie. La differenziazione e proliferazione delle cellule del periciclo e la sintesi di auxine a livello di queste, sembrano giocare un ruolo primario nel processo.

Le auxine regolano l'abscissione fogliare

La caduta delle foglie, dei fiori e dei frutti dalle piante è un fenomeno conosciuto con il nome di abscissione. Le concentrazioni di auxina sono molto alte nelle giovani foglie, siti tra l'altro di biosintesi dell'ormone, ma diminuiscono progressivamente seguendo il decorso della senescenza fogliare. Durante i primi stadi di abscissione fogliare l'applicazione di IAA inibisce la caduta delle foglie. Invece durante gli stadi tardivi l'applicazione di auxina accelera il processo, inducendo la sintesi di etilene, il quale promuove l'abscissione fogliare. Le giovani foglie risultano essere meno sensibili all'etilene di quelle più vecchie.

Attenzione: I nostri PDF a volte non contengono tutto il materiale presente nell'articolo originale o potrebbero non essere aggiornati.

Articolo completo: <http://www.biopills.net/articoli/ripassiamo-aiuto-studio/fisiologia-vegetale/le-auxine-biosintesi-trasporto-ed-effetti-fisiologici/>

© BioPills. All Rights Reserved